Bulletin de la Société entomologique de France, **123** (1), 2018 : 105-116.

Le genre *Tenodera* Burmeister, 1838, généralités et présence en Afrique (Mantodea, Mantidae)

Roger Roy

Muséum national d'Histoire naturelle, Entomologie, C.P. 50, 57 rue Cuvier, F – 75231 Paris cedex 05
<roger.roy@mnhn.fr>

(Accepté le 3.I.2018)

Résumé. – Le genre *Tenodera* Burmeister, 1838, est redéfini après avoir donné l'historique de sa connaissance, largement associée à celle du genre *Epitenodera* Giglio-Tos, 1912. Une esquisse de sa répartition globale, surtout asiatique, est indiquée. Puis la seule espèce africaine, *T. superstitiosa* (Fabricius, 1781), est traitée avec sa variabilité sur le continent et les îles avoisinantes, variabilité concernant essentiellement la longueur relative des élytres et du pronotum. C'est ainsi que les populations localisées sur les îles et au Maroc ont proportionnellement les organes du vol plus longs, ce qui peut s'interpréter comme étant issues de migrants ayant une aptitude plus grande à franchir des étendues inhospitalières. Les spécimens du Maroc, considérés jusqu'alors comme une espèce à part sous le nom de *T. rungsi* Uvarov, 1935, sont mis en synonymie de *T. superstitiosa*.

Abstract. – **The genus *Tenodera* Burmeiter, 1838, general features and occurrence in Africa (Mantodea, Mantidae)**. The genus *Tenodera* Burmeister, 1838, is redefined after giving the history of its knowledge, largely associated with that of the genus *Epitenodera* Giglio-Tos, 1912. A sketch of its global distribution, essentially Asiatic, is mentioned. Then the only African species, *T. superstitiosa* (Fabricius, 1781), is treated with its variability on the mainland and the neighboring islands, variability mainly concerning the relative length of elytra and pronotum. A gradient is statistically present from East to West of the continent, and the populations located on the islands and in Morocco have proportionately longer flight organs. These populations can be considered as stemmed from migrants with a greater ability to cover long distances, necessary to colonize new favourable habitats. The specimens from Morocco, considered until now as a distinct species, *T. rungsi* Uvarov, 1935, are synonymized with *T. superstitiosa*.

Keywords. – Tenoderinae, Afrotropical region, variability, taxonomy, new synonymy.

Le genre *Tenodera* Burmeister, 1838, genre-type de la sous-famille des Tenoderinae Brunner de Wattenwyl, 1893, renferme de grandes espèces de Mantes de l'Ancien Monde, surtout asiatiques, avec une histoire largement liée à celle du genre afrotropical *Epitenodera* Giglio-Tos, 1912. On peut résumer comme suit les étapes de sa connaissance.

Burmeister (1838 : 534) crée *Tenodera* comme sous-genre de *Mantis* pour deux espèces : *Mantis fasciata* Olivier, 1792, et *Mantis tessellata*, décrite alors comme nouvelle.

Saussure (1869 : 69) considère pour la première fois *Tenodera* comme genre et y place six espèces : *T. capitata* et *T. angustipennis* décrites comme nouvelles, les quatre autres ayant été décrites auparavant comme *Mantis*. Ce sont *M. superstitiosa* Fabricius, 1781, *M. aridifolia* Stoll, 1813, *M. australasiae* Leach, 1814, et *M. chloreudeta* Burmeister, 1838. Les deux espèces rangées au départ dans *Tenodera* par Burmeister sont traitées comme des synonymes, *fasciata* de *T. superstitiosa*, *tessellata* de *T. australasiae*.

Saussure (1870 : 233) ajoute la nouvelle espèce *T. intermedia*, et l'année suivante *T. brevipennis*, décrite également comme nouvelle (Saussure, 1871 : 296), tandis qu'il met *M. chloreudeta* et *M. exsiccata* Audinet-Serville, 1838, en synonymie de *T. aridifolia* et qu'il décrit une variété *sinensis* pour cette espèce.

Stål (1877 : 56) ne mentionne que *T. superstitiosa*, *T. australasiae*, *T. aridifolia* et *T. brevipennis* pour les espèces antérieurement connues, et il en ajoute deux autres : *T. platycephala*,

décrite à cette occasion, et *T. brunneriana*, qui avait été décrite par Saussure (1871 : 286) dans le genre *Polyspilota* Burmeister, 1838.

Wood-Mason (1882 : 34) transfère *T. platycephala* dans le genre *Mesopteryx* Saussure, 1870. Gerstaecker (1883 : 91) ajoute *Tenodera herbacea* qui avait été décrite comme *Mantis* par Audinet-Serville en 1838. Karsch (1892 : 7) décrit la nouvelle espèce *Tenodera limbalicollis.*

Brunner de Wattenwyl (1893 : 62) réunit *Tenodera* et *Polyspilota* dans un groupe Tenoderae à l'intérieur d'une vaste tribu des Mantidae, puis (*op. cit.* : 67) considère à nouveau *platycephala* comme *Tenodera*. Saussure & Zehntner (1895 : 207) décrivent la variété *madagascariensis* pour les *T. superstitiosa* malgaches. C'est ainsi qu'à la fin du xix[e] siècle on rangeait dans le genre *Tenodera* onze espèces, certaines avec des synonymes, et deux avec une variété.

Kirby (1904 : 238-239) considère aussi onze espèces de *Tenodera* : les précédentes sauf *T. brunneriana* passée sous silence, *T. platycephala* considérée à nouveau comme *Mesopteryx* et *T. angustipennis* mise en synonymie de *T. aridifolia*, et il en ajoute trois supplémentaires, les variétés *madagascariensis* et *sinensis* mises au rang d'espèces, ainsi que *costalis* qui avait été décrite comme *Mantis* par Blanchard (1853 : 353). En outre, il transfère indûment *fasciata*, réhabilitée en tant qu'espèce, dans le genre *Mesopteryx*, et contre toute logique il désigne *Mantis aridifolia* comme espèce-type de *Tenodera*, alors qu'elle ne fait pas partie des espèces qui y avaient été placées à l'origine. La même année, Rehn (1904 : 705) crée le genre *Paratenodera* pour y placer *sinensis* et *aridifolia*, qu'il considère lui aussi comme des espèces distinctes.

Giglio-Tos (1912 : 30-53) reprend la question en détail. Il redonne une diagnose pour le genre *Tenodera*, en indiquant cette fois valablement *Mantis fasciata* comme son espèce-type. Il estime que Rehn a eu tort d'en séparer le genre *Paratenodera*, mais que si on voulait procéder à une subdivision de *Tenodera*, il serait plus naturel d'en séparer sous le nom d'*Epitenodera*, genre nouveau, les espèces dont le bord costal des élytres est finement denticulé, avec *T. capitata* comme espèce-type, ainsi que *T. herbacea*, *T. brevipennis* et trois autres espèces qu'il décrit comme nouvelles : *Epitenodera madimbana, E. ibana* et *E. iringana*. Le genre *Tenodera* proprement dit renfermerait les autres espèces, et il en distingue neuf, en précisant les synonymes qu'il admet pour chacune, synonymes déjà établis ou nouveaux ; la nouvelle espèce *T. blanchardi* est nommée, tandis que trois espèces anciennement décrites, mais dont il n'a pas vu de spécimens, sont considérées comme douteuses. Les espèces *T. aridifolia* et *T. sinensis* sont toujours traitées comme distinctes, tandis que *madagascariensis* est traitée à nouveau comme variété de *T. superstitiosa*, au même titre que *bokiana* Giglio-Tos, 1907, décrite au départ comme *Stenopyga*. Une clé en latin permet d'identifier les neuf espèces retenues comme *Tenodera* proprement dit et les six espèces séparées comme *Epitenodera.* Quatre ans plus tard, Giglio-Tos (1916 : 43) crée le genre *Deromantis* pour y placer *T. limbalicollis*, qu'il n'avait pas pris en compte en 1912.

Giglio-Tos (1919 : 69) situe dans le groupe Tenoderae, à valeur de tribu dans la sous-famille des Mantinae, les trois genres *Tenodera*, *Epitenodera* et *Mesopteryx*, avec respectivement 11, 6 et 3 espèces, ce qui est repris en détail dans sa grande monographie (Giglio-Tos, 1927 : 411-420). Le genre *Tenodera* renferme alors les neuf espèces admises en 1912, plus *T. brunneriana* qu'il ne connaissait alors pas, et *T. bokiana*, considérée cette fois comme espèce.

Werner (1928 : 19) décrit comme nouvelle *Tenodera houyi*, pour laquelle il crée page suivante le sous-genre *Tenoderopsis,* puis (Werner, 1929 : 75) *T. stötzneri*. Beier (1929 : 245) ajoute *T. philippina,* puis (Beier, 1933 : 329) *T. aridifolia brevicollis*. Il reprend l'ensemble de la question dans les *Genera Insectorum* (Beier, 1935 : 93-94) en énumérant 16 espèces dans le genre *Tenodera* avec *Paratenodera* et *Epitenodera* comme synonymes, *Tenoderopsis* étant passé sous silence, *Mesopteryx* conservé comme genre à part et *T. brunneriana* transféré dans le genre *Notomantis* Tindale, 1923. La même année, Uvarov (1935 : 41) ajoute *T. rungsi*.

Beier (1942 : 142) considère cette fois *Epitenodera* comme sous-genre de *Tenodera*, et également douze ans plus tard (Beier, 1954 : 61), tandis que Chopard (1954 : 21) traite à nouveau *Epitenodera* comme genre distinct. Mais La Greca (1960 : 56-60) reprend pour l'Afrique le seul genre *Tenodera* avec *Tenoderopsis* et *Epitenodera* comme sous-genres, et il arrive à la conclusion que *T. bokiana* est synonyme de *T. superstititosa* après examen d'adultes et de juvéniles des deux sexes.

Roy (1963 : 191) confirme que *bokiana* ne correspond qu'à une variété de coloration de *T. superstitiosa*, surtout présente chez les juvéniles, et il traite à nouveau *Tenodera* et *Epitenodera* comme genres séparés. Beier (1964 : 948) ne mentionne que *Tenodera* dans son essai de classification des Mantes, et de même quatre ans plus tard (Beier, 1968 : 10). Entre temps (Beier, 1965 : 490-491), il avait considéré *T. blanchardi* comme sous-espèce de *T. fasciata* et *T. intermedia* comme synonyme de *T. australasiae*.

Roy (1973 : 259) estime, après examen des genitalia mâles, que *Tenodera* et *Epitenodera* sont non seulement à considérer comme des genres distincts, mais à placer dans des tribus différentes, qu'il nomme respectivement Polyspilotini et Paramantini. Cependant, Balderson (1984 : 11) continue à considérer *Epitenodera* comme synonyme de *Tenodera.*

Zheng (1987 : 65) ajoute *T. nigripectinis*, Wang (1992 :131) *T. caudafissilis*, et Yang (1997 : 99) *T. acuticauda*, mais une mise au point d'ensemble n'a toujours pas été réalisée. Ehrmann (2002 : 348-351) fait état de 14 taxons du niveau espèce considérés comme valides pour *Tenodera* et 6 pour *Epitenodera*, tandis que Otte & Spearman (2005 : 199-204) en énumèrent 29 en considérant encore *Epitenodera* comme synonyme de *Tenodera.* Enfin Jensen *et al*. (2009 : 411-418), dans un essai partiel de phylogénie des *Tenodera*, traitent de sept espèces dont une nouvelle laissée sans nom spécifique.

Le nombre réel des espèces valides de *Tenodera* est en fait impossible à préciser actuellement, d'autant plus qu'il y a eu dans le passé au moins douze noms du niveau espèce qui ont été à tort ou à raison considérés comme synonymes, et que des erreurs d'identification n'ont sûrement pas manqué dans diverses publications. Il s'ensuit qu'une révision complète est devenue nécessaire pour ce genre, mais il n'est envisagé ici qu'une mise à jour pour l'Afrique et les îles environnantes.

Matériel et méthodes

Cette étude a pris en considération un maximum de spécimens conservés dans divers musées et institutions listés ci-après, ainsi que la presque totalité des références bibliographiques se rapportant aux descriptions et autres actes nomenclaturaux concernant le genre *Tenodera*. Celles, très nombreuses, relatives à de simples citations d'espèces dans une région ou une autre, n'ont été envisagées que dans les cas particuliers où elles apportent des précisions importantes d'ordre biogéographique.

Les mensurations ont été réalisées avec une simple réglette graduée, avec utilisation sous loupe binoculaire d'un balustre à pointes sèches pour les plus petites qui nécessitent une précision plus grande. Les rapports ont été obtenus avec une règle à calcul Graphoplex. Les préparations de genitalia ont été faites suivant la technique habituelle, montées étalées en vue ventrale entre lame et lamelle dans l'Euparal™, puis les dessins correspondants ont été réalisés à l'aide d'une chambre claire sur une loupe binoculaire.

Abréviations utilisées. – **ANSP**, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, États-Unis ; **MNHN**, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France ; **MZUT**, Museo di Zoologia della Università, Torino, Italie ; **NHM**, The Natural History Museum, London, Royaume-Uni ; **NHMW**, Naturhistorisches Museum, Wien, Autriche ; **PBZT**, Parc botanique et zoologique, Tsimbazaza, Madagascar.

Systématique

Genre ***Tenodera*** Burmeister, 1838

Tenodera Burmeister, 1838 : 534. Espèce-type *Mantis fasciata* Olivier, 1792, par désignation subséquente (Giglio-Tos, 1912 : 31).

Syn. *Paratenodera* Rehn, 1904 : 709. Espèce-type *Tenodera sinensis* Saussure, 1871, par désignation originale. Synonymie dans Giglio-Tos (1912 : 30).

Nouvelle diagnose. – Mantidae Tenoderinae de forme élancée, de taille plutôt grande, comprise généralement entre 60 et 110 mm, de couleur verte, beige ou bicolore, à pronotum avec une métazone longue, et à organes du vol bien développés dans les deux sexes.

Tête plus large que haute, avec les yeux un peu saillants et régulièrement arrondis ; vertex convexe ; écusson frontal transverse avec un rapport hauteur/largeur généralement compris entre 0,35 et 0,65 ; ocelles bien développés chez les mâles, plus petits chez les femelles ; antennes longues et fines.

Pronotum généralement de 4 à 8 fois plus long que large, à dilatation supracoxale faible, à bords latéraux à peine denticulés chez les mâles, nettement plus chez les femelles ; métazone généralement de 3,5 à 4,5 fois plus longue que la prozone, toujours plus longue que les hanches antérieures, à peine carénée chez les mâles, plus chez les femelles ; prozone avec un sillon longitudinal peu profond chez les deux sexes.

Pattes. Hanches antérieures à bord antérieur lisse ou plus ou moins denticulé, à face interne toujours sans taches. Fémurs antérieurs avec le sillon de la griffe au voisinage du milieu, armés de 4 épines discoïdales, 4 épines externes et de 14 à 16 épines internes, 15 étant le plus fréquent. Tibias antérieurs armés de 7 à 11 épines externes et de 13 à 17 épines internes, 9 et 14-15 étant les plus fréquents. Pattes intermédiaires et postérieures longues et grêles, avec des épines géniculaires courtes.

Élytres à bord costal lisse, plus ou moins cilié de soies très courtes ; ailes hyalines ou plus ou moins enfumées, avec de dessins sombres plus ou moins marqués aux aires costale et discoïdale.

Abdomen mince. Plaque suranale courte, à bord postérieur plus ou moins anguleux ; cerques assez peu allongés, ciliés, à section circulaire. Plaque sous-génitale des mâles à peine asymétrique, à bord postérieur peu saillant, portant des styles de petite taille.

Genitalia mâles avec l'hypophallus se terminant du côté gauche par un grand prolongement pointu recourbé vers la droite ; épiphallus droit avec un lobule postérieur et une apophyse bien sclérifiée ; titillateur assez long et régulièrement recourbé ; apophyse phalloïde avec un processus antérieur bien sclérifié.

Répartition. – Le genre *Tenodera* est essentiellement répandu et diversifié en Asie, de l'Inde à Bornéo et au-delà jusqu'en Australie et en Nouvelle-Calédonie où se situe *T. costalis* (Blanchard, 1853). En Amérique du Nord (États-Unis et sud du Canada), *T. sinensis* Saussure, 1871, s'est acclimatée depuis plus de cent ans, tandis qu'en Afrique c'est la seule *T. superstitiosa* (Fabricius, 1781) qui est largement présente au sud du Sahara. Sa distribution s'est étendue aux îles environnantes, dont Madagascar, d'où la variété *madagascariensis* Saussure & Zehntner, 1895, a été décrite, ainsi qu'au Maroc où l'espèce a été redécrite sous le nom de *T. rungsi* Uvarov, 1935.

Tenodera superstitiosa (Fabricius, 1781)

Mantis superstitiosa Fabricius, 1781 : 348. Fabricius, 1787 : 228 ; Olivier, 1792 : 638 ; Fabricius, 1793 : 19. – *Nec* Audinet-Serville, 1838 : 176 (citation de Java).

Tenodera superstitiosa (Fabricius). Saussure, 1869 : 69. Très nombreux auteurs ultérieurs.

Syn. *Tenodera superstitiosa* var. *madagascariensis* Saussure & Zehntner, 1895 : 207.

Tenodera madagascariensis Saussure & Zehntner. Kirby, 1904 : 238 ; Giglio-Tos, 1907b : 2.

Tenodera superstitiosa madagascariensis Saussure & Zehntner. Beier, 1935 : 53 ; Paulian, 1957 : 62.

Syn. *Stenopyga bokiana* Giglio-Tos, 1907a : 12.

Agrionopsis bokiana (Giglio-Tos). Werner, 1908 : 41.

Tenodera superstitiosa var. *bokiana* (Giglio-Tos). Giglio-Tos, 1912 : 44 ; Sjöstedt, 1918 : 22.

Tenodera bokiana (Giglio-Tos). Giglio-Tos, 1927 : 416. – *Nec* Jensen *et al*., 2009 (citation de Bornéo, Nouvelle-Guinée, Australie).

Tenodera (Tenodera) bokiana (Giglio-Tos). Beier, 1954 :61.
Syn. *Tenodera rungsi* Uvarov, 1935 : 41, **n. syn.** Beier, 1937 : 2 ; Chopard, 1943 : 79 ; Rungs, 1952 : 107 ; Marshall, 1975 : 324 ; Ehrmann, 2002 : 350 ; Otte & Spearman, 2005 : 203 ; Battiston *et al*., 2012 : 210.

Mantis superstitiosa a été décrite d'« Africa aequinoctiali », sa variété *madagascariensis* d'après un couple de Madagascar sans autre précision, *Stenopyga bokiana* d'après un mâle de Boko au "Congo" (environ 4°30'S - 13°30'E), *Tenodera rungsi* d'après une femelle de Rabat au Maroc.

Après examen d'environ 250 spécimens des deux sexes avec mensurations et préparations de genitalia, il s'avère que tous les *Tenodera* du continent africain et des îles environnantes se rapportent à *T. superstitiosa*, espèce très commune dont l'aire de répartition est donc très étendue et largement séparée de celles des autres espèces de ce genre. Cette grande répartition avec présence dans des territoires séparés de l'aire principale au sud du Sahara, peut s'expliquer par le fait que pour cette espèce les deux sexes sont également bien ailés et ainsi capables de voler sur des distances importantes, ce qui doit leur permettre à l'occasion de franchir des étendues défavorables qui seraient des obstacles insurmontables pour d'autres.

Caractères généraux. – La longueur du corps (C) est généralement de 75-95 mm chez les mâles, 85-110 mm chez les femelles, celle du pronotum (P) de 28-37 mm chez les mâles, 32-44 mm chez les femelles, celle des élytres (E) 47-66 mm chez les mâles, 52-75 mm chez les femelles.

Les femelles sont statistiquement plus grandes et plus trapues que les mâles, ce qui est habituel, avec un rapport longueur sur largeur du pronotum (P/p) de 5,9-7,3 contre 6,5-8,2 chez les mâles. En revanche le rapport E/P s'est révélé indépendant du sexe, ce qui signifie que les organes du vol sont également développés chez les deux sexes, fait peu fréquent chez les Mantes, qui permet une mobilité comparable, d'autant plus que l'abdomen des femelles n'est guère plus épais que celui des mâles. Ce rapport E/P présente au contraire des variations importantes suivant la localisation géographique, ce qu'il convient d'analyser.

La coloration, assez variable, se ramène à trois types principaux : vert pâle, beige avec l'aire costale des élytres verte (bicolore), beige. Ces trois types peuvent se rencontrer chez les deux sexes, mais le type bicolore est plus fréquent chez les mâles et les colorations uniformes plus régulières chez les femelles. Ces types apparaissent d'autre part indépendants du lieu et sont habituellement en mélange dans une même région. Les ailes présentent une série plus ou moins nombreuse de petites taches pourpres dans leur aire costale, alors que les nervures de l'aire discoïdale sont soulignées plus ou moins fortement par cette même coloration, et que l'aire anale est hyaline ou un peu enfumée, tout cela apparemment sans rapport avec le lieu.

La présence d'une tache sombre sur la face ventrale des fémurs antérieurs, caractéristique de la variété *bokiana* sans valeur taxonomique, plus fréquente chez les juvéniles, semble aussi indépendante de la localisation géographique.

Les genitalia mâles sont d'un type très uniforme, avec le processus antérieur de l'apophyse phalloïde élargi et papilleux.

Affinités. – Curieusement, l'espèce qui est manifestement la plus proche de *Tenodera superstitiosa* est *T. blanchardi* Giglio-Tos, 1912, décrite de Nouvelle-Guinée et apparemment commune de Bornéo à l'Australie ; cependant elle est aussi citée de l'Inde (Ehrmann, 2002 : 349), localisation qui serait à confirmer. À remarquer encore que cette espèce a largement été dans le passé, et même encore récemment par Jensen *et al*. (2009 : 411), confondue avec *T. bokiana*, laquelle n'est en fait qu'une variété occasionnelle de *T. superstitiosa*. De son côté, cette dernière a été citée à tort de divers pays d'Asie (Inde, Java, Singapour) ainsi que d'Australie (Ehrmann,

2002 : 351). Il y a eu manifestement à plusieurs reprises confusion entre les deux espèces, ce qui est en rapport avec leur ressemblance morphologique et leur faible divergence génétique, au voisinage de 0,27 % d'après Jensen *et al*. (2009 : fig. 2).

Tenodera blanchardi est en fait très semblable à *T. superstitiosa*, en moyenne un peu moins grande, mais de proportions similaires et avec un système de coloration identique à part la présence constante d'une tache à contours flous sur la face ventrale des fémurs antérieurs au niveau de la première épine interne, d'où la confusion avec *T. bokiana,* décrite du Congo avec une tache similaire ; les genitalia mâles des deux espèces (fig. 1-10) ont la même conformation, sans différences remarquables, avec apparemment une variabilité comparable.

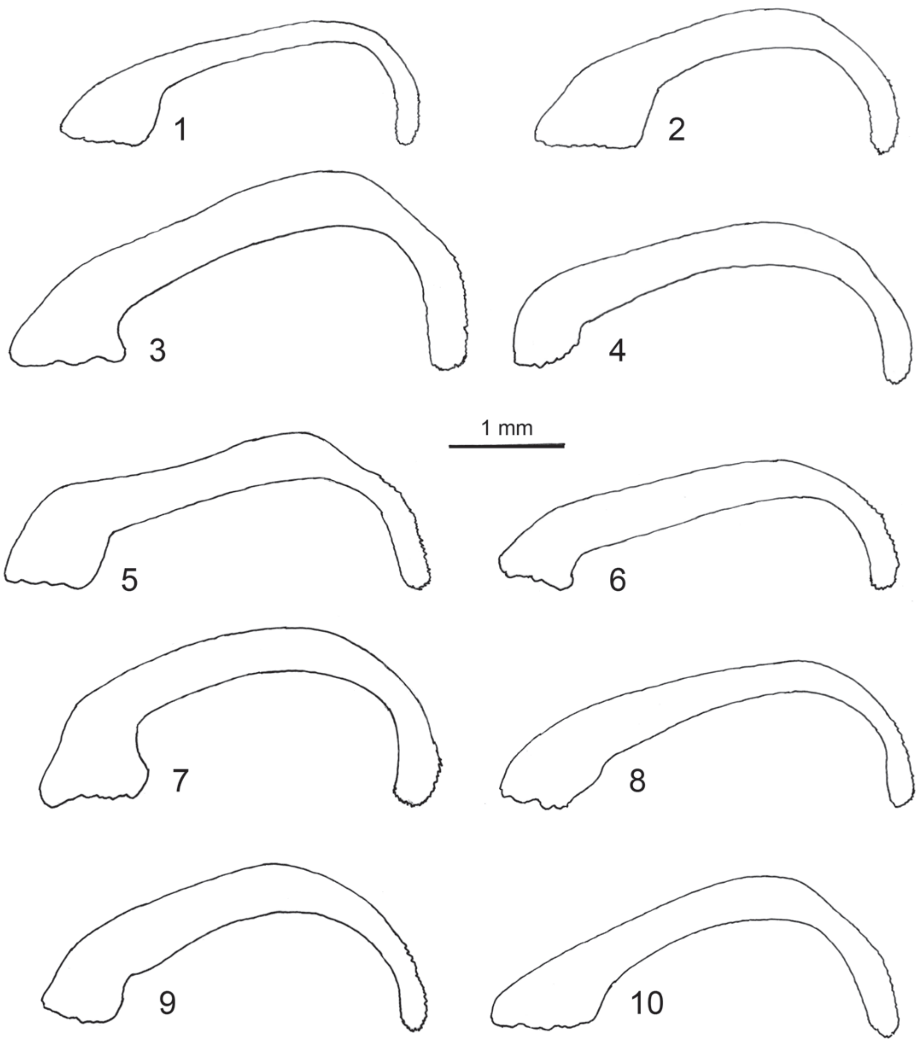


Fig. 1-10. – *Tenodera spp.,* apophyse phalloïde en vue ventrale. – **1-2**, *T. blanchardi* Giglio-Tos, Amboine (prép. 1233 et 1234). – **3-10**, *T. superstitiosa* (Fabricius) : **3**, Natal, Eshowe (prép. 2808) ; **4**, Ouganda, Arua (prép. 4536) ; **5**, Congo, Pointe-Noire (prép. 873) ; **6**, Sénégal, Thies (prép. 2716) ; **7**, Maroc, oued Cherrat (prép. 1217) ; **8**, Grande Comore, La Grille (prép. 2765) ; **9**, Madagascar, Antananarivo (prép. 2805) ; **10**, Madagascar, Ampafi (prép. 2804).

Variabilité géographique

Afrique au sud du Sahara. – L'espèce est commune et largement répandue en Afrique au sud du Sahara, d'où elle a été citée de nombreux pays, du Sénégal à la Somalie et à l'Afrique du Sud, dans des milieux variés en dehors des déserts et de la grande forêt, et elle fréquente volontiers les milieux modifiés par l'Homme.

Pour l'ensemble des spécimens examinés, les mensurations principales et les rapports les plus usuels varient largement (tableau I). Mais si on essaie de pousser l'analyse suivant les grandes régions, un gradient se manifeste d'est en ouest avec une diminution significative des valeurs extrêmes de E/P et une augmentation moins nette de celles de P/p et de P/Pr (tableau II). Cependant, la variabilité reste assez grande dans chaque région, de telle sorte que des spécimens de proportions moyennes peuvent se rencontrer partout. En raison d'un matériel plus abondant, cette variabilité a pu être cernée plus en détail pour l'Afrique occidentale, où les valeurs les plus faibles de E/P ont été constatées au Liberia et les valeurs les plus fortes de P/p en Côte d'Ivoire, ainsi que pour l'Afrique centrale, où les valeurs sont plus ou moins intermédiaires par rapport à l'Est et à l'Ouest. Enfin, il semble que la taille des individus soit pratiquement indépendante de leur localisation.

Maroc. – La femelle holotype de *Tenodera rungsi* (Rabat, 15.XI.1933, *Ch. Rungs*), conservée au NHM, a le corps long de 89 mm, les élytres de 64 mm et le pronotum de 33 mm, d'où E/P = 1,94.

Deux mâles me sont connus, tous les deux de l'oued Cherrat, localité située à environ 35 km au sud-ouest de Rabat, datés de 25.VII.1951 et 21.V.1952, récoltés également par Ch. Rungs, le premier long de 88 mm, le second à abdomen mutilé ; leurs élytres sont respectivement longs de 59 et 61 mm et leur pronotum de 30 et 31 mm, ce qui donne sensiblement pour les deux E/P = 1,97. Ces valeurs sont très supérieures à celles constatées pour l'Afrique

Tableau I. – Mensurations principales des *Tenodera superstitiosa* (Fabricius) en Afrique au sud du Sahara et leurs rapports les plus significatifs.

	Mâles (95)	**Femelles (96)**
Longueur du corps (C)	78-95 mm	82-111 mm
Longueur des élytres (E)	47-64 mm	52-77 mm
Longueur du pronotum (P)	27-37 mm	32-44 mm
Largeur du pronotum (p)	3,8-5,0 mm	4,5-6,5 mm
Longueur de la prozone (Pr)	4,8-6,7 mm	6,1-8,6 mm
Rapport E/P	1,55-2,00	1,52-2,00
Rapport P/p	6,51-8,17	5,92-7,33
Rapport P/Pr	5,08-5,96	4,44-5,55

Tableau II. – Limites de variation des rapports relatifs aux élytres et au pronotum suivant les grandes régions de l'Afrique au sud du Sahara.

	Afrique occidentale (29 ♂, 33 ♀)	**Afrique centrale** (44 ♂, 41 ♀)	**Afrique orientale et australe** (22 ♂, 22 ♀)
E/P	1,52-1,78	1,61-1,91	1,63-2,00
P/p (♂)	7,13-8,17	6,95-8,00	6,51-7,74
P/p (♀)	6,25-7,33	6,21-7,35	5,92-6,92
P/Pr (♂)	5,23-5,80	5,10-5,96	5,08-5,70
P/Pr (♀)	4,86-5,15	4,95-5,42	4,44-5,55

occidentale et correspondent en fait aux maxima relevés en Afrique de l'Est. Quant aux rapports P/Pr, ils sont particulièrement bas, notablement inférieurs à ce qui a été mesuré pour l'Afrique au sud du Sahara : 4,92 et 5,10 pour les mâles, et 4,02 pour la femelle type. Ces spécimens ont donc le pronotum (et particulièrement sa métazone) très court par rapport aux élytres, ce qui doit être spécialement avantageux pour voler.

L'espèce est bien implantée au Maroc, comme en témoignent Battiston *et al*. (2012) avec un mâle et plusieurs juvéniles (route de Bouznika à Casablanca, 11.V.2011).

Îles au large de l'Afrique occidentale. – L'espèce n'est pas connue des îles Canaries, mais apparaît bien implantée dans les îles du Cap-Vert. Il ne m'a été possible de mesurer qu'un mâle de Santo Antao conservé au MZUT et une femelle de São Vicente conservée au NHMW, cependant l'espèce a également été signalée de Boa Vista, São Tiago et Fogo (Griffini, 1907 : 401 ; Chopard, 1958 : 8).

Les rapports E/P sont respectivement pour le mâle et la femelle de 1,91 et 1,86, à peine inférieurs à ceux des spécimens du Maroc. Les rapports P/p sont de 6,07 et 5,82, du même ordre de grandeur qu'au Maroc, et les rapports P/Pr de 4,79 et 4,27, également comparables, toutes valeurs plus faibles que les minima en Afrique au sud du Sahara. La différenciation de cette population s'est manifestement produite avec les mêmes changements morphologiques que celle du Maroc, mais de façon indépendante.

Îles du golfe de Guinée. – Logiquement, *Tenodera superstitiosa* devrait être présente, au moins à Bioko, mais je n'ai trouvé aucun signalement dans la littérature et n'ai pu examiner aucun spécimen.

Îles côtières de l'océan Indien. – Je n'ai pu examiner qu'une seule femelle en provenance de Zanzibar, mais il est hors de doute que l'espèce doit se trouver également dans les autres îles côtières de Tanzanie. Cette femelle, à élytres incomplets, conservée au NHMW, a une longueur de 105 mm, le pronotum long de 42 mm dont 7,4 mm pour la prozone et large de 5,9 mm, ce qui donne pour les rapports P/p et P/Pr respectivement 7,12 et 5,68, valeurs nettement supérieures à celles des femelles d'Afrique orientale et même, pour P/Pr, la valeur la plus forte constatée chez des femelles, ce qui est étonnant quand on considère ce qu'il en est pour les îles plus éloignées du continent, où au contraire ces rapports sont plus faibles que sur celui-ci.

En outre, un mâle et deux femelles en collection au MNHN proviennent de la petite île Ibo, côtière du Mozambique. Leurs mensurations s'apparentent également à celles constatées sur le continent proche, avec un rapport E/P de 1,93 pour le mâle et de 1,83 et 2,00 pour les femelles, cette dernière valeur égale au maximum mesuré pour l'Afrique orientale. Les valeurs de P/p et P/Pr sont respectivement de 6,69 et 5,32 pour le mâle et de 6,43-6,36 et 5,00-4,73 pour les femelles, valeurs qui s'intègrent bien entre les extrêmes pour l'Afrique orientale.

Îles du canal de Mozambique. – L'espèce n'est pas connue des Seychelles, et n'avait pas encore à ma connaissance été signalée des Comores, mais elle s'y trouve au moins dans trois îles ; j'ai en effet pu mesurer 4 mâles du MNHN (1 de Grande Comore et 3 de Mohéli) et 1 femelle de Mayotte conservée à l'ANSP (tableau III). Les mensurations et leurs rapports rentrent dans les limites de variation constatées pour l'Afrique orientale et australe, ce qui fait que ces spécimens sont pratiquement indiscernables par exemple de ceux du Mozambique.

Une femelle verte est en outre connue de l'île Europa (10-12.II.1948, *R. Paulian*), au MNHN. Ses mensurations (tableau III) sont comparables à celles des spécimens des Comores.

Madagascar. – L'espèce est très commune et largement répandue à Madagascar, où elle a été commée variété ou sous-espèce *madagascariensis*. Les mensurations et rapports d'une

Tableau III. – Mensurations principales des spécimens des îles du canal de Mozambique et leurs rapports.

	Grande Comore (1 ♂)	**Moheli** (3 ♂)	**Mayotte** (1 ♀)	**Europa** (1 ♀)
C	79 mm	82-84 mm	103 mm	83 mm
E	56 mm	53-56 mm	71 mm	56 mm
P	29 mm	31-32 mm	38,5 mm	30 mm
p	4,1 mm	4,3-4,6 mm	6,0 mm	4,1 mm
Pr	5,4 mm	5,8-6,0 mm	7,6 mm	6,1 mm
E/P	1,93	1,72-1,81	1,84	1,87
P/p	7,07	7,11-7,40	6,42	7,32
P/Pr	5,37	5,33-5,45	5,07	4,92

trentaine de mâles et autant de femelles en collection à l'ANSP, au MNHN et au PBZT (tableau IV) montrent des limites de taille tout à fait conformes à celles des spécimens de l'Afrique, des élytres un peu plus longs chez les mâles, mais surtout le pronotum plus court, comme pour les spécimens du Maroc et des îles du Cap-Vert, ce qui produit également des rapports E/P particulièrement élevés, pouvant cette fois éventuellement dépasser 2, tandis que les rapports P/p et P/Pr ont des limites de variation tout à fait comparables à celles constatées en Afrique de l'Est, toutefois un peu décalées vers le bas pour les mâles.

Tableau IV. – Mensurations principales des spécimens de Madagascar et leurs rapports.

	Mâles (32)	**Femelles** (31)
C	74-97 mm	87-105 mm
E	51-66 mm	58-71 mm
P	26-33 mm	31-38 mm
p	3,7-5,0 mm	5,0-6,4 mm
Pr	5,1-6,6 mm	6,4-8,0 mm
E/P	1,78-2,07	1,75-2,05
P/p	6,38-7,32	5,94-6,83
P/Pr	4,41-5,36	4,49-5,07

Conclusion

Tenodera superstitiosa, seule espèce du genre à s'être implantée en Afrique où elle s'est largement répandue sur le continent et en émigrant sur les îles voisines, s'est révélée très variable dans ses proportions en un lieu donné et suivant les régions, en formant des populations plus ou moins homogènes. Un gradient se manifeste d'est en ouest sur le continent avec diminution progressive de la longueur des ailes par rapport au pronotum, tandis que les populations largement isolées ont d'une façon générale les organes du vol plus longs et le pronotum plus court. Ceci peut être interprété comme une aptitude plus grande à voler sur de longues distances, nécessaire pour coloniser de nouveaux territoires, seuls les individus les plus aptes d'une population en ayant été capables, d'où établissement de nouvelles populations avec des caractéristiques différentes.

À l'origine, le peuplement de l'Afrique a dû commencer par l'Est, avec des migrants de l'ancêtre commun avec *Tenodera blanchardi* ayant évolué séparément au point de constituer une espèce quelque peu différente. Puis le peuplement de Madagascar a dû se constituer avec l'arrivée depuis l'Afrique d'individus parmi les plus aptes ; toutefois, la population de Madagascar, initialement traitée comme variété, puis comme sous-espèce ou même espèce sous le nom de *madagascariensis*, n'est qu'assez peu significativement différente de celles de l'Afrique orientale et des îles situées dans l'intervalle.

L'espèce s'est tout naturellement répandue de proche en proche dans tous les milieux favorables de l'Afrique, avec une tendance à produire des individus moins bien ailés par rapport à leur pronotum plus long. Malgré cela il dû en rester certains suffisamment capables d'un vol

soutenu pour aller coloniser d'une part le Maroc où ils ont reçu le nom de *rungsi*, d'autre part les îles du Cap-Vert où ils sont restés sans nom malgré leurs particularités. Mais en ont-ils vraiment besoin ? Il y a une continuité de dimensions et de proportions entre tous les spécimens qui constituent l'espèce ; sans connaître la provenance, il est dans bien des cas impossible de dire si un spécimen peut venir de la Guinée ou du Kenya, et même des îles du Cap-Vert ou de Madagascar. On ne peut en fait considérer que l'espèce *superstitiosa* avec sa variabilité plus ou moins localisée, sans attacher trop d'importance aux noms infraspécifiques qui ont été proposés, noms cependant commodes pour rappeler la localisation de populations isolées qui ont acquis des caractéristiques un tant soit peu différentes. Mais l'analyse moléculaire des diverses populations reste à faire, qui apportera sûrement des données complémentaires intéressantes.

Remerciements. – Ils vont essentiellement aux responsables des collections dont j'ai pu examiner et mesurer il y a plus ou moins longtemps des spécimens de *Tenodera* : Donald Azuma (Philadelphia), Roberto Battiston (Torino), George Beccaloni (London), Harald Bruckner (Wien), Philippe Grandcolas (Paris), André Peyrieras (Antananarivo) et Peter Schwendinger (Genève).

Auteurs cités

Audinet-Serville J.-G., 1838. – *Histoire naturelle des Insectes Orthoptères*. Paris : Roret, v-xviii + 776 p. (133-214, pl. 3-6).

Balderson J., 1984. – *Catalogue of Australian Mantodea*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, 17 p.

Battiston R., Marzotto A. & Mouna M., 2012. – On the presence of *Tenodera rungsi* Uvarov, 1935 and *Apteromantis bolivari* (Werner, 1929) in Morocco with considerations on the ecology and conservation of some North African mantids (Insecta: Mantodea). *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie,* **34** (2) : 115-120.

Beier M., 1929. – Weitere neue Mantiden aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. *Zoologischer Anzeiger,* **81** (7-10) : 245-254.

—— 1933. – Neue und seltene Mantodeen aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg,* **45** : 1-21.

—— 1935. – Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Mantinae. *In* : Wytsman P., *Genera Insectorum,* **203**. Bruxelles : Desmet-Verteneuil, 146 p., 8 pl.

—— 1942. – Neue und seltene Mantodeen aus deutschen Museen. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien,* **52** : 126-154.

—— 1954. – Mantidea und Pseudophyllinae. *In : Exploration du Parc National de l'Upemba,* **20** : 1-77.

—— 1964. – Ordnung : Mantodea Burmeister 1838. *In* : Bronns H. G., *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. **5** (3), **6** (5) : 849-970.

—— 1965. – Die Mantodeen Neu-Guineas. *Pacific Insects,* **7** : 473-502.

—— 1968. – Mantodea (Fangsheuschrecken). *In* : Helmcke J. G., Starck D. & Wermuth H. (éds), *Handbuch der Zoologie,* **4** (2), 2 (12). Berlin : Walter de Gruyter & Co., 47 p., 35 fig.

Brunner de Wattenwyl C., 1893. – Révision du système des Orthoptères et description des espèces rapportées par M. Leonardo Fea de Birmanie. *Annali de Museo civico de Storia naturale, Genova,* **13** (33) : 78-101 (53-76), pl. II.

Burmeister H., 1838. – *Handbuch der Entomologie,* **2** (1). Berlin : Eslin, 397-756.

Chopard L., 1943. – Orthoptéroïdes de l'Afrique du Nord. *Faune de l'Empire français,* **I**. Paris : Larose, 450 p. (53-86, fig. 57-107).

—— 1954. – Dictyoptères Mantodea. *In* : La réserve naturelle intégrale du mont Nimba, II. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique noire,* **40** : 17-24.

—— 1958. – Orthoptéroïdes. *In* : Résultats de l'expédition zoologique du Professeur Dr. Hakan Lindberg aux îles du Cap Vert durant l'hiver 1953-1954, 16. *Societas Scientiarum Fennica commentationes Biologicae,* **17** (3) : 1-17.

Ehrmann R., 2002. – *Mantodea. Gottesanbeterinnen der Welt*. Natur und Tier Verlag GmbH, 519 p., 55 fig., 32 pl.

Fabricius J.C., 1781. – *Species Insectorum exhibentes eorum differentias specificas, synonyma auctorum, loca natalia, metamorphosin adiectis observationibus, descriptionibus, I.* Hamburgi et Kilonii, Bohn, viii + 552 p.

—— 1787. – *Mantissa Insectorum sistens eorum species nuper detectas*. I. Hafniae, xx + 348 p.

—— 1793. – *Entomologhia systematica emendata et aucta*. II. Hafniae, iv + 348 p.

Gerstaecker A., 1883. – Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren-Fauna Guinea's. Nach den von R. Buchholz während der Jahre 1872-1875 daselbst gesammelten Arten. *Mittheilungen aus dem naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rügen,* **14** : 39-102.

Giglio-Tos E., 1907a. – Ortotteri africani. II, Blattodea, Mantodea, Phasmodea, Locustodea, Gryllodea. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino,* **22** (563) : 1-26.

—— 1907b. – Ortotteri di Madagascar. *Bollettino deo Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino,* **22** (569) : 1-8.

—— 1912. – Mantidi esotici. V. Mantes, Tenoderae, Hierodulae et Rhomboderae. *Bullettino della Società entomologica Italiana,* **43** : 3-167.

—— 1916. – Mantidi esotici. Generi e specie nuove. *Bullettino della Società entomologica italiana,* **47** : 3-44.

—— 1919. – Saggio di una nuova classificazione dei Mantidi. *Bullettino della Società entomologica Italiana,* **49** : 50-87.

—— 1927. – Orthoptera Mantidae. *Das Tierreich*, **50**. Berlin & Leipzig : Walter de Gruyter & Co., xl + 707 p., 6 fig.

Griffini A., 1907. – Ortotteri raccolti da Leonardo Fea nell'Africa occidentale. II. Fasmidi e Mantidi. *Annali del Museo civico di Storia naturale di Genova,* (3) **3** (43) : 397-418.

Jensen D., Svenson G. J., Song H. & Whiting M. F., 2009. – Phylogeny and evolution of male genitalia within the praying mantis genus *Tenodera* (Mantodea: Mantidae). *Invertebrate Systematics,* **23** : 409-421.

Karsch F., 1892. – Fünf neue afrikanische Mantodeen (Mantodea). *Entomologische Nachrichten,* **18** (1) : 5-8.

Kirby W. F., 1904. – *A synonymic Catalogue of Orthoptera*, I. Orthoptera Euplexoptera, Cursoria et Gressoria. London : British Museum (Natural History), x + 501 p.

La Greca M., 1960. – Osservationi sulle specie di *Tenodera* e di *Alaomantis* dell'ex Congo Belga. *Atti dell'Accademia Gioenia di Science Naturali in Catania,* **13** (6) : 56-63.

Marshall J. A., 1975. – A Catalogue of the primary types of Mantodea (Dictyoptera) in the British Museum (Natural History). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology,* **31** (8) : 307-329.

Olivier A.G., 1792. – Mante. *In : Encyclopédie méthodique . Histoire naturelle Insectes*, **7**. Paris : Panckoucke, 616-642, 2 pl.

Otte D. & Spearman L., 2005. – *Mantida Species File. Catalog of the Mantids of the World.* Philadelphia : Insect Diversity Association, publication number 1, 489 p.

Paulian R., 1957. – Insectes Mantodea. *Faune de Madagascar,* **5** : 102 p., 63 fig.

Rehn, J. A. G., 1904. – Studies in Old World Mantidae (Orthoptera). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia,* **55** : 701-718.

Roy R., 1963. – Dictyoptera Mantodea (2e note). *In* : La Réserve naturelle intégrale du mont Nimba, V. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique noire,* **66** : 163-206, 25 fig., 2 pl. ht.

—— 1973. – Premier inventaire des Mantes du Gabon. *Biologia Gabonica,* **1972** (3-4) : 235-290.

Rungs C., 1952. – Sur quelques Dictyoptères et Orthoptères du Maroc. *Annales de la Société entomologique de France,* **121** : 107-116.

Saussure H. de, 1869. – Essai d'un système des Mantides. *Mittheilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,* **3** (2) : 49-73.

—— 1870. – Additions au système des Mantides. *Mittheilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,* **3** (5) : 221-244.

—— 1871. – Mélanges orthoptérologiques, supplément au IIIe fascicule. *Mémoires de la Société de physique et d'Histoire naturelle de Genève,* **21** (1) : 239-336, pl. 7.

Saussure H. de & Zehntner L., 1895. – Famille des Mantides. *In* : Histoire naturelle des Orthoptères, volume 23 de l'Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar publiée par Alfred Grandidier. Paris : Imprimerie nationale : 147-244, pl. VI-X.

Sjöstedt Y., 1918. – Neue Orthopteren aus Afrika und Madagascar. *Arkiv fü Zoologi,* **12** (1) : 1-18.

Stål C., 1877. – Systema Mantodeorum. Essai d'une systématisation nouvelle des Mantodées. *Bihang till Konglga Svenska Vetenskaps-akademiens handlingar,* **4** (10) : 1-91, 4 pl.

Uvarov B., 1935. – Two new Orthoptera from Morocco. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles et physiques du Maroc,* **15** : 41-42.

Wang T.-Q., 1993. – *Synopsis on the classification of Mantodea from China*. Shangai Scientific and Technological Literature Publishing House, 6 + iv + 177 p., 187 fig. [en chinois avec résumé en anglais].

Werner F., 1908. – Zur Kenntnis afrikanischer Mantodeen. II. *Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt-am-Main* : 31-56, pl. 3.

—— 1928. – Zur Kenntnis der Mantodeenfauna des Hinterlandes von Kamerun und des Sepikgebietes von Neuguinea. Nebst Beschreibung einiger interessanter Arten aus anderen Ländern. *Mitteilungen aus dem Zoologisches Museum in Berlin,* **14** (1) : 13-41.

—— 1929. – Über einige Mantiden aus China (Expedition Stötzner) und andere neue oder seltene Mantiden des Museums Dresden. *Entomologische Zeitung,* **90** : 74-78.

Wood-Mason J., 1882. – On new and little-known Mantodea. *Journal of the Asiatic Society*, *Bengal,* **51** (2) : 21-36.

Yang C., 1997. – *Insects of the Three Gorge Reservoir Area of Yangtse* River. Chongqing Publishing House, xx + 974 p.

Zheng J., 1987. – On new species from China (Mantodea: Mantidae). *Agricultural Ministry,* **1** (4) : 63-67.